©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Postgenitale Verwachsung in und zwischen Karpell- und Staubblattkreisen

Von Hermine Baum, Wien

Mit 7 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. Jänner 1948)

I. Die postgenitale Verwachsung in synkarpen Gynözeen.

Im Verlauf von Untersuchungen zahlreicher Gynözeen aus verschiedenen Verwandtschaftskreisen zeigte sich, daß das synkarpe Gynözeum (synkarp gebraucht im Sinne Trolls als Unterbegriff zu coenokarp) durchaus nicht immer allein durch die Entwicklung kongenital verwachsener Teile entsteht, sondern daß gerade das typische, dem parakarpen Gynözeum gegenüber wesentliche formale Unterscheidungsmerkmal des synkarpen Gynözeums, nämlich die Fruchtknotenfächerung, seine Entstehung häufig postgenitaler Verwachsung verdankt.

Troll gibt in seiner Arbeit „Zur Auffassung des parakarpen und des coenokarpen Gynäzeums überhaupt“ der Überzeugung Ausdruck, daß der synkarpe Fruchtknoten ausschließlich durch die Streckung eines kongenital verwachsenen Gynözeumabschnittes entsteht (Troll 1928, 261). Goebel (1933, 1900) erklärt den Karpellverband dadurch, daß er für die Karpelle ebenso wie für die Laubblätter eine eingebogene Knospenlage und eine (kongenitale) Verwachsung in dieser Stellung annimmt. Payer erwähnt in seinem entwicklungsgeschichtlichen Werk, daß die Längswände mancher Pistille se rapprochent und se soudent, geht jedoch nicht näher auf das Verwachsungsproblem ein.

Ich will nun zeigen, daß es neben den synkarpen Fruchtknoten, in denen sich die Scheidewände allein durch interkalare Streckung einer Kongenitalzone bilden, synkarpe Gynözeen gibt, die sich, was ihre kongenitale Verwachsung betrifft, so verhalten wie die parakarpen Fruchtknoten. Die Scheidewände sind nur an

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

ihrer Basis von vornherein verwachsen, die eigentliche synkarpe Zone wird durch postgenitale Verwachsung gebildet, die freien Karpellenden bzw. -seiten vereinigen sich also ontogenetisch. Die postgenitale Verwachsung ist bei den beobachteten ober- und unterständigen Fruchtknoten auf die Verwachsungen im Fruchtknoteninneren beschränkt, während an der Peripherie die Karpelle miteinander und allenfalls mit der Achse kongenital verwachsen sind. Anders verhalten sich die Bromeliaceen mit oberständigem Gynözeum (vgl. Abschnitt II). Das Endergebnis beider Verwachsungsarten ist dasselbe, aber der Weg ist verschieden. Die kongenital verwachsenen Abschnitte an der Fruchtknotenperipherie und die postgenitalen Verwachsungslinien im Fruchtknoteninneren gehen ohne Unterbrechung ineinander über. Die Lage der Übergangsstellen ist durchaus veränderlich und artspezifisch.

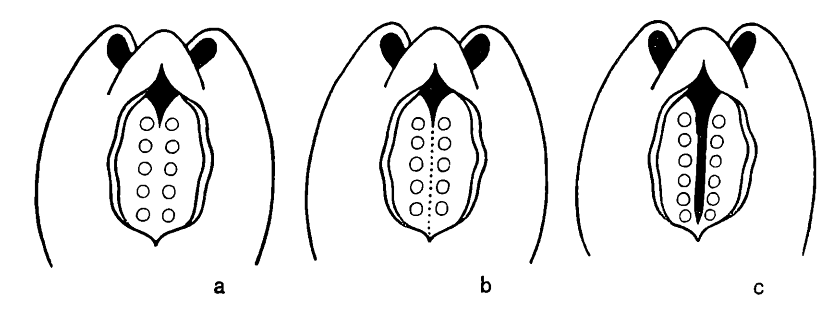


Abb. 1. Schemata zur Fruchtknotenentwicklung: *a* eines synkarpen Gynözeums, das kongenital entstanden ist, *b* eines synkarpen Gynözeums, dessen Fächerung durch postgenitale Verwachsung der freien Karpellränder entstanden ist, *c* eines parakarpen Gynözeums. Der Rücken der dem Beschauer zugekehrten Karpelle ist aufgeschnitten, so daß man in das Fruchtknoteninnere sehen kann. Die postgenitalen Verwachsungsnähte sind punktiert gezeichnet. Die Samenanlagen sind dünn konturiert. *a* und *c* verändert nach Troll.

In der Abbildung 1 ist neben die beiden nach Troll wiedergegebenen Schemata des synkarpen (*a*) und des parakarpen Gynözeums (*c*) ein Schema des Gynözeums gestellt, das durch nur geringe Streckung der kongenital verwachsenen Zone eine kongenital verwachsene Basis und einen durch postgenitale Verwachsung entstandenen synkarpen Abschnitt, in dem die Samenanlagen entwickelt sind, besitzt (*b*).

Im allgemeinen ist über die Entstehung solcher Gynözeen folgendes zu sagen. Die Entwicklung gleicht anfänglich der des

parakarpen Fruchtknotens, d. h. die Karpelle treten untereinander und beim unterständigen Fruchtknoten auch mit dem Achsenbecher stets von Anfang an verwachsen auf, die Karpellränder heben sich entlang einer meist nur kurzen Strecke gemeinsam und wachsen dann frei in die Länge. Die postgenitale Verwachsung der Karpellränder und Karpellaußenseiten beginnt in allen untersuchten Fällen noch vor der Ausbildung einer nachweisbaren Kutikula. Die nebeneinanderliegenden Epidermen werden durch die Ausdehnung des Karpellgewebes gegeneinander gepreßt, greifen mehr oder weniger stark ineinander und verzahnen, beginnen sich eventuell periklinal zu teilen und setzen diese Teilungen verschieden lange fort (über die postgenitale Verwachsung in apokarpen Karpellen vgl. Baum). Im allgemeinen machen die Fruchtknoten der Dikotylen einen „stärker verwachsenen" Eindruck als die der Monokotylen, der Karpellverband der letzteren ist scheinbar lockerer. Bei den Monokotyledonen gibt es manchmal zur Blütezeit noch unverwachsene Nähte, aber auch die verwachsenen bleiben hier meist deutlich sichtbar; die Epidermiszellen sind häufig nicht quergeteilt. Dadurch ist es möglich, bei den Monokotylen im ausgewachsenen Fruchtknoten die ungefähre Grenze zwischen kongenital und postgenital verwachsenem Abschnitt zu erkennen, während dies bei den Dikotylen selten möglich ist.

Im folgenden sollen einige besonders deutliche Beispiele die Richtigkeit der vorangehenden Ausführungen belegen. Vollständigkeit in der Angabe der Verbreitung der postgenitalen Verwachsung im coenokarpen Gynözeum, auch in groben Umrissen ihre Verbreitung in den Familien, wurde nicht angestrebt. Sicher ist aber, daß die postgenitale Verwachsung durchaus nicht so selten im Bereich des Gynözeums auftritt, wie aus ihrer bisher fast völligen Übergehung zu schließen wäre (vgl. Baum).

Iris pumila. Die Tatsache, daß die Epidermen der Karpellränder und der aneinandergrenzenden Karpellseiten durchlaufend verfolgt werden können, ihre Zellen mit zunehmendem Alter des Fruchtknotens sich stärker verzahnen und sich in manchen Fällen periklinal teilen — es sind dies alles Merkmale, die typisch für die Verwachsung der Karpellränder apokarper Gynözeen sind (vgl. Baum), — legt die Vermutung nahe, daß diese Epidermen ursprünglich frei waren. Die Beobachtung der Fruchtknotenentwicklung bestätigt, daß die Verwachsung postgenital erfolgt. Die drei Querschnitte von *Iris pumila* (Abb. 2, *a*—*c*) — ebenso verhalten sich die Liliaceen *Fritillaria tenella, Convallaria majalis, Tulipa silvestris* — sind durch die samenanlagentragenden Mittelteile verschieden alter Fruchtknoten geführt. Alles, was im

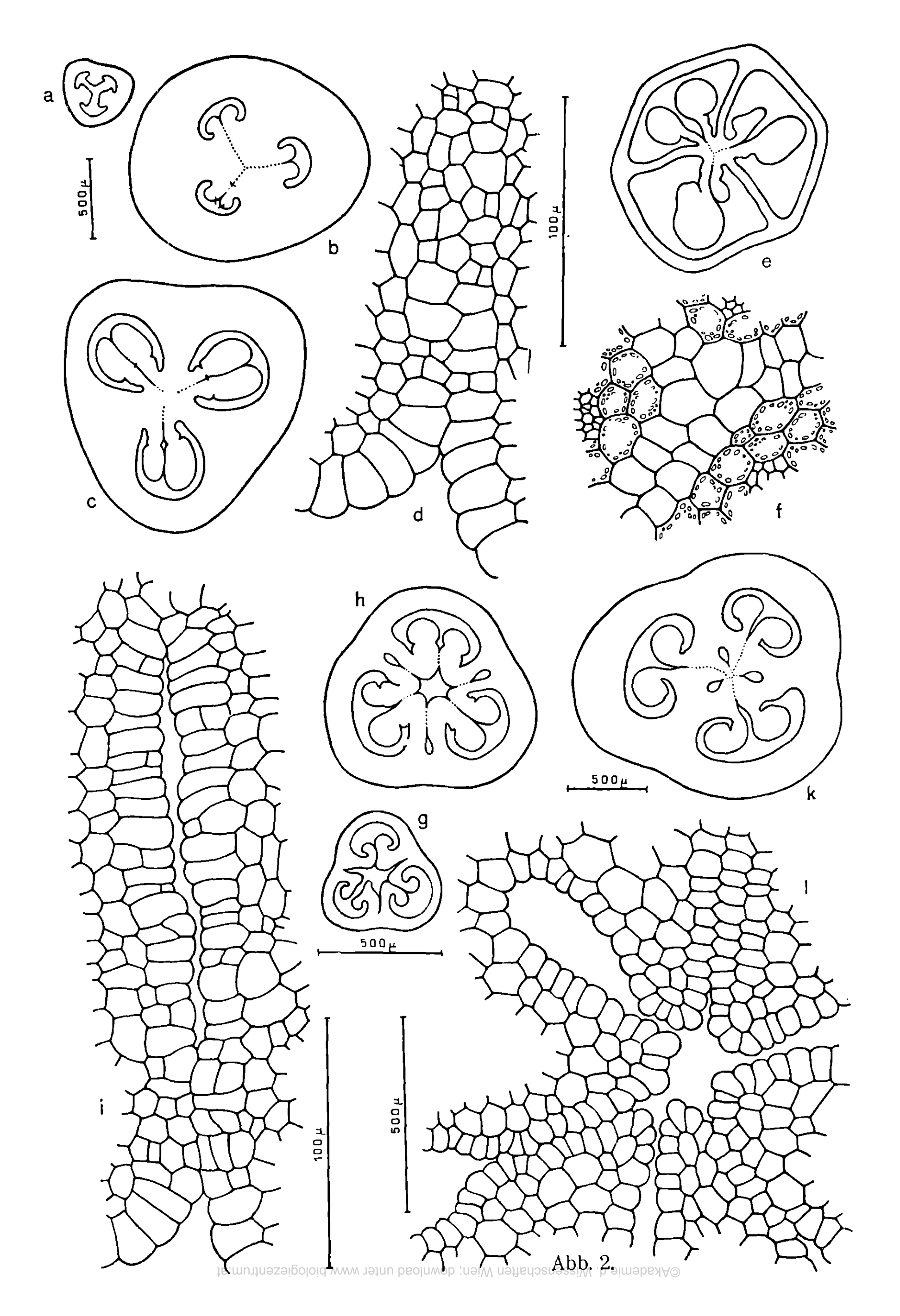


Abb. 2.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

jüngsten Stadium schon verwachsen auftritt, ist kongenital verwachsen. Durch starkes Wachstum der Karpellränder treffen die drei Karpellvorsprünge aufeinander. Im Verlauf des Wachstums verzahnen sich die Epidermen und ein Teil ihrer Zellen teilt sich periklinal. Im Zentrum des Fruchtknotens laufen die meisten Teilungen ab, man kann zur Blütezeit die Epidermen nicht mehr durch die Fruchtknotenmitte verfolgen. Kutikula konnte ich vor der Verwachsung nicht nachweisen.

Bei *Sisyrinchium angustifolium* (Abb. 2, *e, f*) wird die Deutlichkeit der Verwachsungsnähte durch den Chlorophyllmangel der Epidermen unterstützt, die gegen das stark chlorophyllhältige Grundgewebe auffällig hervortreten. Dieses Festhalten der mitten im Gewebe liegenden Zellschichten an ihrem Epidermischarakter spricht deutlich für die postgenitale Verwachsung. Im Fruchtknoten von *Galanthus nivalis* (ebenso *Leucojum vernum*) verwachsen die Epidermen im Fruchtknoteninneren nie. Einzelne Epidermiszellen teilen sich periklinal.

An Fruchtknotenquerschnitten von *Canna indica* (Abb. 2, *k*) fallen die breiten Septalnektarien auf, die einen Sonderfall der Verwachsungsverhältnisse im Monokotylengynözeum bilden. Während über die Verbreitung und Funktion der Septalnektarien reichlich Literatur vorliegt, habe ich über ihre Entstehung nur bei Grassmann (S. 123) die Mitteilung gefunden: „Die Septalnektarien entstehen durch teilweise Nichtverwachsung in den Septen.“ Seine Bemerkung „Der Spalt ist im Begriff zuzuwachsen“ (S. 124) läßt schließen, daß er postgenitale Verwachsung beobachtete; er geht jedoch nicht näher auf diese Frage ein. In den Fruchtknoten mit Septalnektarien beschränkt sich die kongenitale Verwachsung im fertilen Abschnitt — im Gegensatz zur Basis — auf eine schmale äußere Zone zwischen den Karpellen, die Karpellränder sowohl als auch die Karpellflanken sind bis zur Basis frei.

Abb. 2. Postgenitale Verwachsung im Monokotylenfruchtknoten. *a—d Iris pumila*; Querschnitte durch den Fruchtknoten einer jungen (*a*) und einer älteren Knospe (*b*) und einer Blüte (*c*); *d* Ausschnitt aus der Verwachsungsnaht, der in *b* markiert ist. *e, f Sisyrinchium angustifolium*; Querschnitt durch den Fruchtknoten einer Blüte, *f* die Verwachsungsstelle im Fruchtknotenzentrum stärker vergrößert. *g, h, i Cordyline terminalis*; Querschnitt durch den Fruchtknoten einer jungen Knospe (*g*) und einer Blüte (*h*), *i* ein Septalnektarium stärker vergrößert. *k, l Canna indica*; *k* Querschnitt durch den Fruchtknoten zur Blütezeit, *l* das Zentrum des Fruchtknotens vor dem Verschluß der Septalnektarien; es ist nur ein Septalnektarium vollständig gezeichnet. In allen Abbildungen sind die postgenitalen Verwachsungsnähte punktiert gezeichnet. *a, b, d, f, g, i, k* und *l* mit dazugehörigen Maßstäben, *c* 8fach, *e* 20fach, *h* 10fach vergrößert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Im Laufe der ontogenetischen Entwicklung schließen sich zuerst die beiden zusammengehörigen Ränder eines Karpells, später legen sich die Seiten der benachbarten Karpelle aneinander. Neben der Meinung, daß die freibleibenden Epidermisstreifen schon die Tendenz zur Sekretion in sich tragen und deshalb nicht verwachsen (vgl. Grassmann), steht die andere, daß ein an und für sich bleibender Hohlraum zur Sekretion ausgenützt wird. Im speziellen Fall von *Canna indica* verwachsen die Epidermiszellen der Karpellrandgegenden miteinander, so daß drei getrennte Septalnektarien entstehen. In anderen Fällen (z. B. *Aloë ciliaris*) werden durch Verwachsungsbrücken die drei Nektarien in den Septen von einem mittleren, ebenfalls sezernierenden Hohlraum getrennt. In anderen Fällen kann die Verwachsung im Inneren ganz unterbleiben, so daß ein einheitlicher Nektarienhohlraum die Länge des Fruchtknotens durchzieht.

Neben Canna indica, die mir als einziger Vertreter der Scitamineen zur Verfügung stand, habe ich eine Anzahl von Liliifloren untersucht, die sich ebenso verhalten (*Eremurus robustus, Scilla bifolia, S. italica, Veltheimia viridiflora, Bowiea volubilis, Gasteria trigona, Allium paradoxum, A. Rosenbachianum, A. scorodoprasum, A. moly, Aloë aristata, A. obscura, A. ciliaris, Cordyline terminalis, Narcissus poëticus, N. pseudonarcissus;* das Vorkommen von Septalnektarien ist auf die beiden Reihen der Liliifloren und Scitamineen beschränkt). Da sich die Epidermiszellen selten mehr als einmal periklinal teilen, bleiben die Nähte in der Regel dauernd deutlich sichtbar. Mehrfach teilt sich die Epidermis bei *Cordyline terminalis* (Abb. 2, *i*), und zwar nicht abwechselnd peri- und antiklinal, sondern mehrmals hintereinander periklinal.

Die Saxifragacee *Bergenia media* (Abb. 3, *a*—*c*) und ebenso eine Reihe von *Saxifraga*-Arten, wie *S. apiculata, Weyredeana, Hostii, moschata, apiculata, caucasica, Engleri, varians, marginata,* haben ein oberständiges, zweiblättriges, zweifächeriges Gynözeum. Die zur Blütezeit deutlich sichtbare Verwachsungsnaht zwischen den beiden Karpellrändern, die in manchen Fruchtknoten durch die dunkelanthocyanrot gefärbten Epidermiszellen besonders hervortritt, läßt sich entwicklungsgeschichtlich leicht verfolgen.

Auch die Fruchtknoten mancher Pomoideen verwachsen im Inneren postgenital. Die Karpellepidermen von *Amelanchier spicata* (ebenso *A. ovalis, Malus baccata, M. prunifolia*) durchlaufen dieselben Verwachsungsstadien wie z. B. die von *Iris pumila.* Die Epidermiszellen teilen sich lebhaft, die Naht ist zur Blütezeit nur noch schwierig zu verfolgen. Bei *Chaenomeles lagenaria* (Abb. 3, *d*) und ebenso bei *Ch. Maulei* und *Ch. japonica* ist die Ver-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

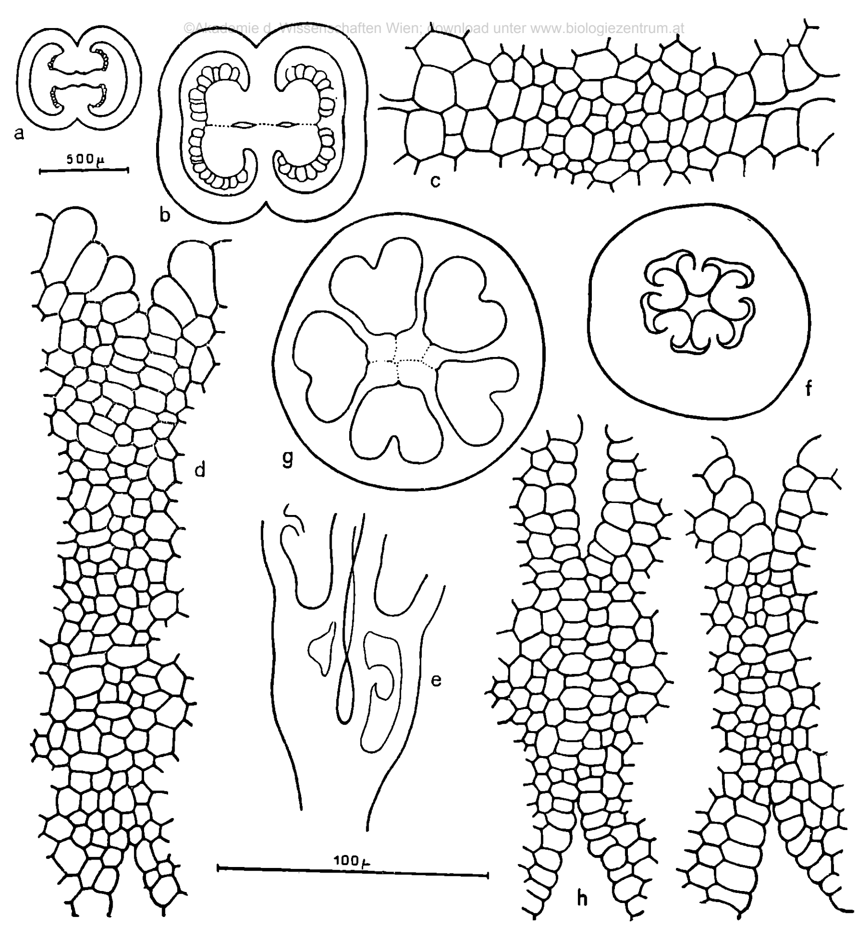


Abb. 3. Postgenitale Verwachsung im Dikotylenfruchtknoten. *a—c Bergenia media*; Querschnitt durch den Fruchtknoten einer sehr jungen Knospe (*a*) und einer Blüte (*b*), *c* mittlerer Abschnitt der Verwachsungsnaht stärker vergrößert. *d Chaenomeles lagenaria*; Ausschnitt aus einem Fruchtknotenquerschnitt; Verwachsungsnaht zwischen 2 Karpellrändern im Fruchtknoten einer großen Knospe, die Periklinalteilungen der Epidermiszellen sind schon weit fortgeschritten. *e—i Amelanchier spicata*; *e* Längsschnitt und *f* Querschnitt durch das Gynözeum einer jungen Knospe; die Karpellränder sind noch völlig voneinander frei; *g* in gleicher Höhe geführter Querschnitt durch das Gynözeum der Blüte, die Samenanlagen sind nicht gezeichnet; *h* und *i* Verwachsungsnähte in den Fruchtknoten zweier verschieden alter Knospen, in *h* Beginn der Periklinalteilungen der Epidermiszellen, in *i* sind diese schon in vielen Zellen abgelaufen. Die postgenitalen Verwachsungsnähte sind punktiert gezeichnet. Für *a, e* und *f* gilt der Maßstab links oben, für *c, d, h* und *i* der am unteren Rand der Abbildung, *b* 8fach, *g* 6fach vergrößert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wachsungsnaht zur Blütezeit nicht mehr zu erkennen. Jede Epidermiszelle macht mindestens eine Periklinalteilung durch.

Bei *Cotoneaster melanocarpa* (Abb. 4, *c*—*e*) stehen die jungen Karpelle völlig frei in der schwach ausgehöhlten Achse. Während die Ventralseiten frei bleiben, wachsen die Karpellrücken gemeinsam mit der Achse, ohne daß die Karpelle miteinander in direkte Verbindung treten; das Gynözeum ist also pseudocoenokarp.

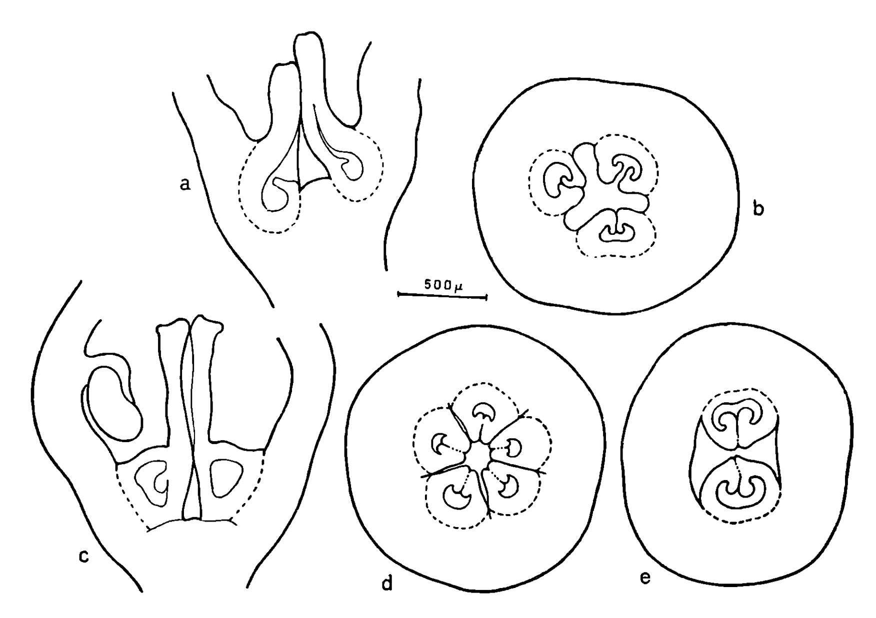


Abb. 4. Pseudocoenokarpe Gynözeen von *Pirus salicifolia* (*a, b*) und *Cotoneaster melanocarpa* (*c, d, e*). *a* Längsschnitt und *b* Querschnitt durch das Gynözeum einer jungen Knospe. *c* Längsschnitt und *e* Querschnitt durch einen dimeren Fruchtknoten, *d* Querschnitt durch einen pentameren Fruchtknoten einer älteren Knospe. Die Grenzen zwischen Karpell- und Achsengewebe sind unterbrochen, die postgenitalen Verwachsungsnähte punktiert gezeichnet. *a* und *b* mit eigenem Maßstab, *c*—*e* 20fach vergrößert.

Troll vermutet das Vorkommen pseudocoenokarper Gynözeen bei den Pomoideen (1931, 1). Sichere pseudocoenokarpe Fruchtknoten habe ich außer bei *Cotoneaster melanocarpa* bei *C. horizontalis*, *Pirus salicifolia* (Abb. 4, *a, b*), *Sorbus aucuparia* und *Cydonia oblonga* gefunden. Besonders deutlich ist die Pseudocoenokarpie bei den dimeren Gynözeen sichtbar, die bei *Cotoneaster melanocarpa* nicht selten neben den pentameren vorkommen, da die beiden

einander gegenüberstehenden Karpelle deutlich allein durch den Achsenbecher verbunden sind. Wenn sich 5 Karpelle in denselben Raum teilen, liegen sie mit ihren Seiten dicht aneinander und die Pseudocoenokarpie kann leicht übersehen werden.

II. Die postgenitale Verwachsung im Gynözeum der Bromeliaceen und im Andrözeum von *Cucurbita pepo*.

Einen im Hinblick auf die Verwachsung interessanten und abweichenden Fall stellt das Gynözeum der Bromeliaceen dar. An Querschnitten durch das unterständige Gynözeum von *Billbergia nutans* fallen zur Blütezeit bei Behandlung mit Sudan III intensiv orangerot gefärbte, verschieden lange Inseln auf, die in den Nähten zwischen den Karpellseiten liegen. Diese Inseln von offenbar kutikularer Beschaffenheit erstrecken sich meist in Form gerader Stäbchen (Abb. 5, *a*) oder kleiner Dreiecke nur über einen kleinen Teil der aneinandergrenzenden Oberfläche der Zellen der beiden Epidermen, seltener, wenn sie sich zusammenhängend über die Oberfläche mehrerer Zellen ausdehnen, bilden sie eine der Zellverzahnung folgende zickzackförmige Linie (Abb. 5, *b*), deren Eckpunkte den Geraden gegenüber stark verdickt sind. Die Zellwände, die die Inseln umgeben, sind ebenso stark verdickt wie die Außenwände der Epidermiszellen der Fruchtknotenaußenseite, die ja auch mit Sudan III sich orangerot färbende Kutikula absondern. Dieses übereinstimmende Verhalten der Epidermiszellen einerseits der Fruchtknotenaußenseite und andererseits der Karpelloberfläche im Inneren des Gynözeums, das noch unterstützt wird durch den gleichzeitigen Beginn der Sezernierung, legt die Vermutung nahe, daß im Inneren des Fruchtknotens freie Oberflächen erhalten sind.

Bestätigt wird diese Vermutung durch die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Während die Verschmelzung der Karpellrücken mit dem Achsenbecher das Ergebnis eines kongenitalen Vorganges ist, verwachsen die aneinanderliegenden Flanken je zweier benachbarter Karpelle — ebenso wie die beiden Ränder eines Karpells — p o s t g e n i t a l (Abb. 5, *p*). Es verwachsen jedoch nicht wie üblich die gesamten freien Oberflächen der aneinandergepreßten Epidermen, sondern nur ein kleiner T e i l dieser Oberflächen. Die einzelne Epidermiszelle ist imstande, sich an verschiedenen Stellen ihrer freien Oberfläche ungleich zu verhalten, an einzelnen Orten zu verwachsen, an anderen nicht. Das ungleiche Verhalten mag zum Teil durch einen verschieden starken

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

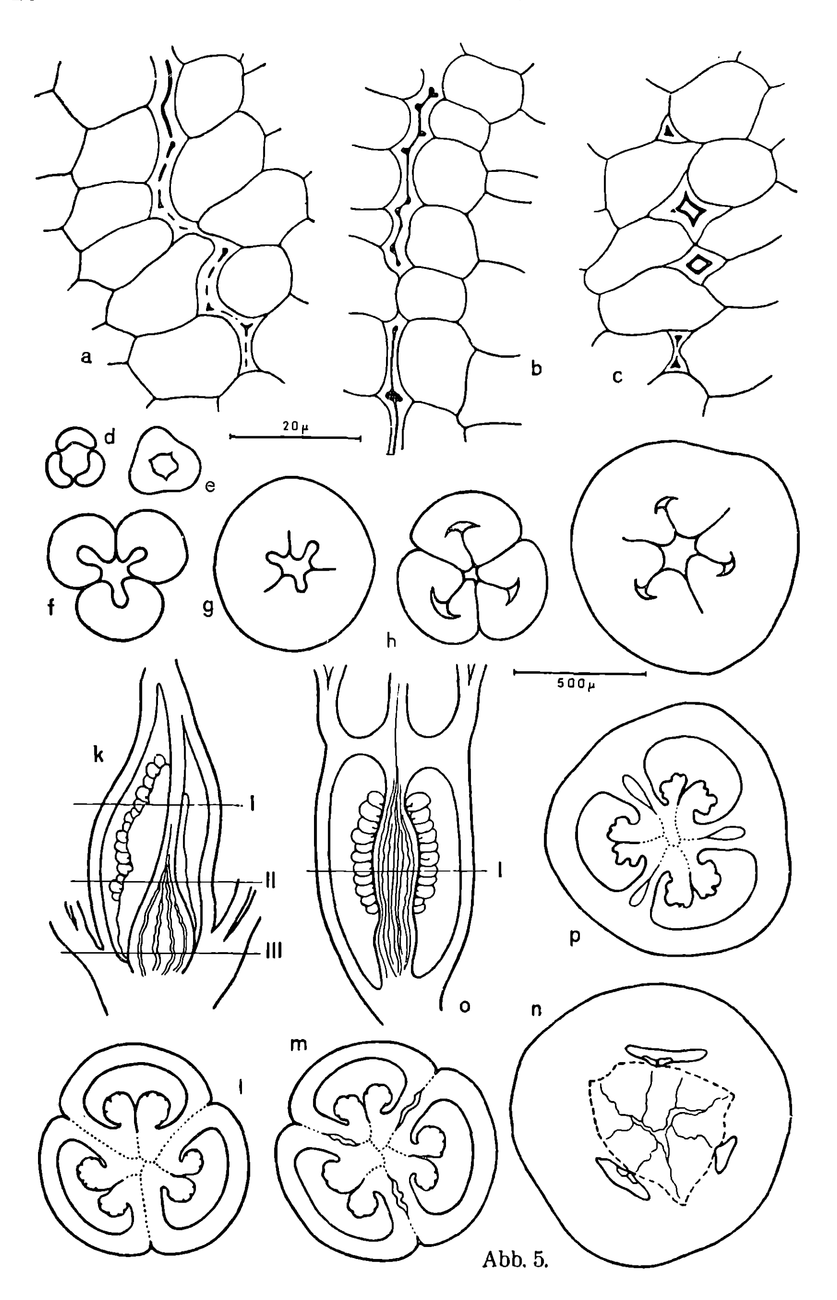


Abb. 5.

gegenseitigen Druck der Zellen bedingt sein. Die Tatsache, daß das Sekret an den Eckpunkten der gewinkelten Begrenzungslinie der ineinander verzahnten Epidermiszellen sich abzusondern beginnt und sich dort auch am stärksten ansammelt, zeigt, daß durch die Abrundung der Zellenden kleine Hohlräume zwischen den Zellen ausgespart bleiben, gegen die sich die Oberfläche als freie Oberfläche benimmt. Die Zelloberflächen verwachsen demnach, b e v o r sie eine deutlich nachweisbare Kutikula ausgebildet haben. Periklinalteilungen der Epidermiszellen wurden an Karpellrand und -außenfläche nicht beobachtet. Es entspricht dieses Verwachsungsstadium dem der einfachsten Karpellrandverwachsung (vgl. B a u m über *Aconitum rostratum*) und kommt ebenso wie dort durch ein ontogenetisch spätes Zusammentreffen der Oberflächen zustande.

Ebenso oder etwas schwächer wie *Billbergia nutans* zeigen andere Vertreter der Unterfamilie Bromelioideae, für die unterständige Fruchtknoten typisch sind, das eigenartige Verhalten. Neben *Billbergia nutans* und ihren Bastarden wurden *B. ensifolia*, *Nidularium bracteatum*, *Acanthostachys strobilacea*, *Aregelia chlorosticta*, *Quesnelia Liboniana*, *Aechmea Ortgiesii* × *Benrathii*, *Ae. Weilbachii*, *surinamensis*, *Lindenii*, *distichanta*, *calyculata* und *polystachia* untersucht. Bei *Aregelia chlorosticta* und *Aechmea Ortgiesii* × *Benrathii* sind in den Nähten neben schmalen Sekretstreifen von diesen ausgekleidete Hohlräume sichtbar (Abb. 5, *c*).

Abb. 5. Postgenitale Verwachsung im Gynözeum der Bromeliaceen. Postgenitale Verwachsungsnaht im postfloralen Gynözeum von *Billbergia nutans* (*a*, *b*) und *Aechmea Ortgiesii*×*Benrathii* (*c*). Die Sekretinseln in den Nähten sind schwarz angelegt, in *c* kleine, von Sekret ausgekleidete Hohlräume in der Naht; *d*, *f* und *h* aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des oberständigen Gynözeums von *Tillandsia xiphostachys*, *e*, *g* und *i* die ihnen entsprechenden des unterständigen Fruchtknotens von *Billbergia nutans*; *d* und *e* sehr junge Gynözeen in Aufsicht, *f* und *g*, *h* und *i* Querschnitte durch den fertilen Fruchtknotenabschnitt; die beiden ältesten abgebildeten Fruchtknoten sind sehr jung und ihre Karpelle noch nicht postgenital verwachsen; in *h* sind die 3 Karpelle voneinander völlig frei. *k*—*n* *Tillandsia xiphostachys* (oberständiges Gynözeum); *k* medianer Längsschnitt durch den Fruchtknoten einer Blüte. *l*, *m* und *n* Querschnitte in den Schnittebenen I, II und III in *k*. *o* und *p* *Billbergia nutans* (unterständiges Gynözeum); *o* medianer Längsschnitt durch den Fruchtknoten einer Blüte, *p* Querschnitt in der Schnittebene I in *o*. Die postgenitalen Verwachsungsnähte sind punktiert gezeichnet, die in *k*, *m*, *n*, *o* und *p* sichtbaren Septalnektarien dünn konturiert; die unterbrochen gezeichnete Linie grenzt das Nektariengewebe vom Karpell- und Achsengewebe ab; in den Querschnitten sind die Samenanlagen nicht eingezeichnet. *a*—*c* und *d*—*i* mit den dazugehörigen Maßstäben, die beiden Längsschnitte 4fach, die Querschnitte 5fach vergrößert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Die partielle Verwachsung ist innerhalb der Bromeliaceen auf die Gattungen mit unterständigem Gynözeum — Unterfamilie Bromelioideae — beschränkt. Vertreter der 2. Unterfamilie Pitcairnioideae (aus der Tribus Puyeae *Dyckia montevidensis)* und der 3. Unterfamilie Tillandsioideae (aus der Tribus Tillandsieae *Tillandsia tricolor, Guzmannia Zahnii, Vriesea psittacina, Wittmackiana*) habe ich daraufhin mit negativem Resultat untersucht.

Da die Bromeliaceen besonders günstig das Verhalten der Karpelle im oberständigen und unterständigen Gynözeum vergleichend beobachten lassen, möchte ich hierüber einige Bemerkungen anschließen. Das Gynözeum der Bromeliaceen ist dreiblättrig und dreifächerig. Die Figuren *d—i* der Abb. 5 zeigen nebeneinandergestellt die frühen Entwicklungsstadien eines oberund eines unterständigen Fruchtknotens mit noch voneinander freien Karpellen. Die Karpelle werden von der Achse „berindet“. Das Ausmaß der Berindung ist verschieden. Im Gegensatz zu dieser kongenitalen Berindung verwachsen die Karpelle untereinander postgenital. Wenn die Achse nur den sterilen Basalabschnitt der Karpelle umgibt (oberständiger Fruchtknoten), führt allein die postgenitale Verwachsung zur Vereinigung der Karpelle. Dieses Verhalten habe ich bisher nur bei den Bromeliaceen mit oberständigem Gynözeum beobachten können, bei allen anderen coenokarpen — auch oberständigen — Fruchtknoten ist mindestens eine periphere Zone kongenital verwachsen. In der Abb. 5 sind die postgenitalen Verwachsungslinien punktiert eingezeichnet. Fig. *l* dieser Abbildung zeigt deutlich das ausschließliche Auftreten von postgenitaler Verwachsung beim oberständigen Gynözeum, Fig. *p* ihr geringeres Ausmaß beim unterständigen Fruchtknoten. Die beiden Längsschnitte (Abb. 5, *k*, *o*), in denen jeweils 2 von den 3 Fächern getroffen sind, geben ein Bild von der Achsenberindung, Verteilung der Samenanlagen und dem Aussehen der Septalnektarien, die auch in den Querschnitten *m*, *n* und *p* sichtbar sind.

Die Einzelkarpelle bleiben stets deutlich in ihren Umgrenzungen erkennbar (Abb. 5, *l*). Die Epidermen sind nach der Färbung mit Sudan III durch die stärkere Anfärbung ihrer Zellinhalte deutlich aus dem Gewebeverband hervorgehoben. Die Karpelle schließen in dem von der Achse freien Teil bis zur Fruchtknotenmitte eng zusammen, in dem berindeten Abschnitt dagegen, gleichgültig ob er fertil oder steril ist, lassen die Karpelle Septalnektarien zwischen sich frei und verwachsen nur mit ihren zentralen Seitenabschnitten. In manchen Fällen unterbleibt diese Verwachsung.

Im Anschluß möchte ich einen zweiten, den neben den Bromeliaceen bisher einzigen Fall von partieller postgenitaler Verwachsung erwähnen. Es handelt sich um die Verwachsungsnähte zwischen den drei Staubblattbündeln bei *Cucurbita pepo*. An Querschnitten fällt sofort die starke Verdickung der Verwachsungsnähte auf, die sonst nie vorkommt. Nach der Färbung mit Sudan III werden in der Mitte der dicken, scheinbar einheitlichen Membran zarte orangerote Linien sichtbar, die häufig punktförmig zerteilt sind. Die Erscheinung ist hier dieselbe wie bei *Billbergia nutans*. Abweichend ist, daß in der ganzen Länge der Naht nur wenige Verwachsungsbrücken — auf 50 Zellen 5 bis 8 Stellen — auftreten. Diese sind auch hier sofort kenntlich durch die nicht verdickten Membranen. Es ist kein Ausstrahlen der Verdickung zu bemerken, die Absonderung und Membranverdickung ist streng lokal. Die Staubblattbündel liegen mit dem Großteil ihrer Oberfläche dicht aneinandergepreßt, aber frei aufeinander und sind nur durch die unregelmäßig verteilten Verwachsungsbrücken miteinander verbunden.

III. Die postgenitale Verwachsung im Gynostegium der Apocynaceen und Asclepiadaceen und eine Bemerkung zur Verwachsung der Rosengriffel.

Nach den bisher beobachteten Fällen postgenitaler Verwachsung am Gynözeum erschien die nachträgliche Verwachsung zwischen verschiedenen Organen einer Blüte wenig wahrscheinlich (vgl. Baum). Inzwischen gemachte Beobachtungen zeigten aber, daß postgenitale Verwachsung nicht nur zwischen den verschiedenen apokarpen Karpellen eines Gynözeums, sondern auch zwischen Gynözeum und Andrözeum einer Blüte möglich, wenn auch wohl nur in sehr wenigen Gattungen verwirklicht ist.

Einen dieser Sonderfälle bildet das aus zwei Karpellen und fünf Staubblättern bestehende Gynostegium der Apocynaceen und Asclepiadaceen. Ziel der Untersuchungen am Gynözeum und Andrözeum dieser beiden Familien war es, zu zeigen, daß postgenitale Verwachsung zur Ausbildung des Gynostegiums führt, diese also nicht nur imstande ist, Gewebe ein und desselben Organs miteinander zu verbinden, sondern sowohl verschiedene Glieder eines Blattkreises als auch verschiedene Blattkreise miteinander zu verbinden vermag; und weiterhin zu zeigen, daß die postgenitale Verwachsung auch zwischen fremden Organen mit genau den gleichen Mitteln, nämlich starkem Aneinanderpressen, Ineinandergreifen, Verzahnung und periklinalen Teilungen der Epidermis-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

zellen — also Auswirkungen des Wachstumsbestrebens — auskommt wie zwischen dem Gewebe ein und desselben Karpells; und schließlich die Art der Ausbildung der Verwachsungsnaht zu beobachten und ihre eventuelle Brauchbarkeit für systematische Fragen festzustellen.

A. Die Verwachsungen im Gynözeum.

Das zweiblättrige Gynözeum bildet aus den sterilen Endabschnitten der beiden Karpelle den Narbenkopf, der bei den Apocynaceen zart, rund und flach zylinderförmig auf langem gemeinsamem Griffelabschnitt dem Fruchtknoten aufsitzt, bei den Asclepiadaceen als plumper, massiver, fünfseitiger Block nur durch ein sehr kurzes Griffelstück mit dem fertilen Abschnitt verbunden ist.

Die Abbildung 6 stellt die Entwicklung des jungen Gynözeums dar. *Asclepias syriaca* (Fig. *a—d*) zeigt die Ausbildung des Narbenkopfes, wie er für die Asclepiadaceen typisch ist, während als Beispiel für die Apocynaceen *Vinca minor* (Fig. *e—k*) dienen möge. Die beiden Karpelle entstehen als einander gegenüberliegende, schwach halbkreisförmige, mit der offenen Seite gegeneinander gerichtete Höcker vollständig getrennt voneinander, was schon von Payer und Corry übereinstimmend erwähnt wird. Jedes von ihnen entwickelt sich zunächst wie ein nicht peltates Karpell im apokarpen Gynözeum. Noch vor der Berührung der beiden zusammengehörigen Karpellränder schwellen die beiden Karpellspitzen auffällig an, breiten sich flächig aus und nehmen an Länge so bedeutend zu, daß die sterilen Karpellabschnitte bald doppelt so lang sind wie die fertilen. Nun beginnen die beiden Karpelle postgenital miteinander zu verwachsen. Diese Verwachsung beginnt noch früher als die der Ränder jedes einzelnen Karpells. Die Naht kann daher alle Verwachsungsstadien durchlaufen und ist schließlich als Naht nicht mehr zu erkennen.

Der Verwachsungsprozeß der in starkem, allseitigem Wachstum befindlichen Karpellenden geht sehr rasch vor sich und ist in kurzer Zeit völlig abgeschlossen. Mit zunehmendem Volumen drücken sich die massiven, soliden Karpellenden, deren Epidermis noch von keiner sichtbaren Kutikula bedeckt ist, aneinander. Die zentral gelegenen Gewebepartien liegen weniger dicht, die die Verwachsung einleitenden Periklinalteilungen der Epidermiszellen schreiten zentripetal fort (Abb. 6, *m*). Die Verzahnung der beiden einander berührenden Epidermen ist nicht besonders stark; Fälle so intensiver Verzahnung wie bei der Bildung der Ventralnaht des

Karpells von *Helleborus viridis* (vgl. Baum) konnte ich nicht beobachten. Nachdem sich die peripheren Zellen der Berührungsfläche der beiden Epidermen periklinal geteilt haben und diese erste Teilung zentripetal fortschreitet, beginnen die äußersten Zellen schon mit weiteren Teilungen. Im obersten Karpellabschnitt teilen sich nur wenige äußere Zellen, der Zentralteil wird nur locker oder gar nicht verbunden. Die Epidermisteilungen kann man nur kurze Zeit hindurch beobachten, denn die Tochterzellen werden

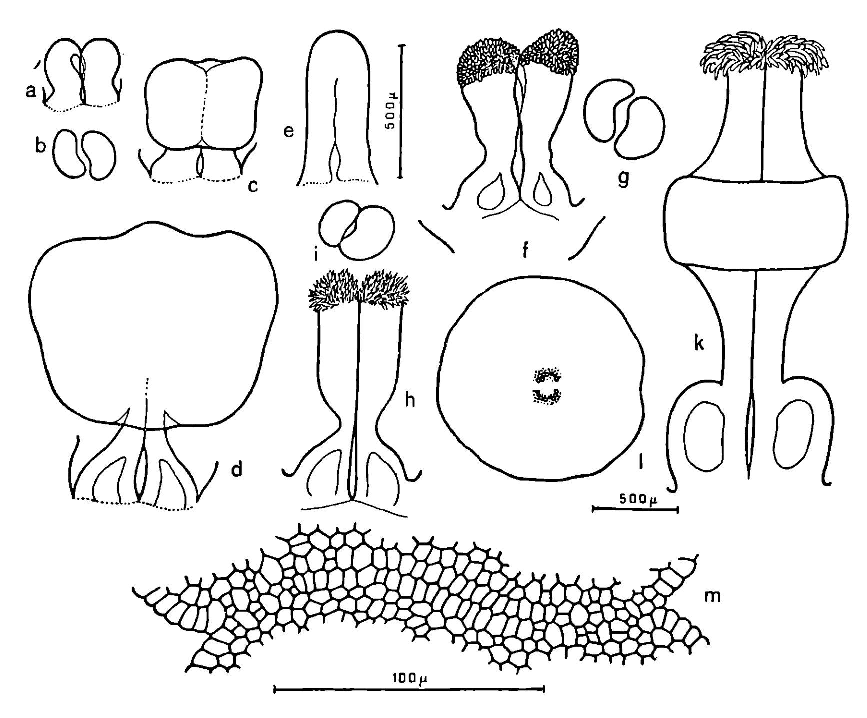


Abb. 6. Entwicklung des Gynözeums von *Asclepias syriaca* (*a—d, m*) und *Vinca minor* (*e—l*). *a* Außenansicht der jungen, noch freien Karpelle, *b* der dazugehörige Querschnitt durch die sterilen Karpellabschnitte; *c* das Gynözeum kurze Zeit nach der Verwachsung, *d* dasselbe in einer größeren Knospe. *e* sehr junges Karpell in Ventralansicht; *f—l* aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des Gynözeums; *g, i* und *l* zeigen die Querschnitte durch die sterilen Karpellabschnitte der in *f, h* und *k* dargestellten Gynözeen; *f* völlig freie, *h* am Beginn der Verwachsung stehende, *k* verwachsene Karpelle; *m* Verwachsungsnaht eines jungen Narbenkopfes, die Periklinalteilungen der Epidermiszellen beginnen an den Außenrändern der Naht. *e* und *m* mit eigenem Maßstab. Die Karpelle sind durchsichtig gedacht und die Samenanlagen nicht eingezeichnet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bald in das außerordentlich intensive, nach allen Seiten ausstrahlende Wachstum des Narbenkopfes miteinbezogen, strecken sich stark radial und nach kurzer Zeit ist keine Grenze zwischen den beiden Karpellen mehr sichtbar. Während in allen Fällen der Ventralnahtverbindung apokarper Gynözeen die Zellen in und in der Umgebung der Verwachsungsnaht relativ klein bleiben und die Verwachsungsstelle immer, wenn nicht als Epidermisnaht, so doch als Stelle dichteren Gewebes, dauernd sichtbar bleibt, verwachsen sie hier so frühzeitig, daß die entstehenden Zellen sich völlig in die Wachstumsverhältnisse des sie umgebenden Gewebes einfügen und sich schließlich nicht mehr von ihnen unterscheiden. Nur die beiden Bündel im Zentrum zeigen den zweifachen Ursprung des Narbenkopfes an (vgl. den Narbenkopfquerschnitt Abb. 6, *l*).

Die Karpelle der Apocynaceen sind im Verwachsungsstadium nicht nur relativ größer als die der Asclepiadaceen, sondern zeigen auch schon höhere Differenzierung, wie stärkere äußere Gliederung der Karpelle, stärkerer Kontrast von Epidermis- und Grundgewebszellen und Differenzierung der Karpellaußenseite in lang papillöse Narbenoberfläche einerseits und glatte Karpelloberfläche andrerseits (vgl. die Abb. 6).

Der durch die Verwachsung zunächst entstandene zylinderförmige Körper bildet den Ausgangspunkt für die vielgestaltige Ausbildung des Narbenkopfes. Während bei *Vinca minor*, und wie diese verhalten sich alle untersuchten Apocynaceen, sich nur ein begrenzter Abschnitt der sehr stark in die Länge wachsenden sterilen, verwachsenen Karpellspitzen besonders intensiv in radialer Richtung ausdehnt, so daß eine flache Scheibe dem langen Griffelabschnitt aufzusitzen scheint, ist bei *Asclepias syriaca*, und wie dieser verhalten sich alle untersuchten Asclepiadaceen, das Breitenwachstum größer als das Längenwachstum, und der Narbenkopf wird breit, wuchtig und sitzend (Abb. 6, *d* und *k*). In beiden Fällen überwiegt lange Zeit hindurch das Wachstum des Narbenkopfes reichlich das der beiden samenanlagentragenden freien Karpellabschnitte. Erst spät strecken sich auch die fertilen Teile und nehmen nun die Hälfte der Karpellänge ein, während ihre relative Länge in den ersten Entwicklungsstadien nicht einmal ein Viertel der Gesamtlänge betrug.

B. Die Verwachsungen zwischen Andrözeum und Gynözeum.

Im Gegensatz zu den nur durch quantitative Abänderungen entstandenen Verschiedenheiten des bisher allein behandelten

Gynözeums ist das Verhalten der Staubblätter zum Gynözeum bei den Unterfamilien der Apocynaceen und Asclepiadaceen, soweit ich sehen konnte, typisch verschieden. Während bei den Apocynaceen die Staubblätter entweder durch einzelne Haare (Unterfamilie Plumieroideae) oder durch Haarbüschel und lockere Wucherungen (Unterfamilie Echitoideae) mit dem Gynözeum verbunden sind, ist bei den Asclepiadaceen der Komplex aus Narbenkopf und Staubblättern durch Kutikularverzahnung (Unterfamilie Periplocoideae) oder in der Mehrzahl der Fälle (Unterfamilie Cynanchoideae) durch postgenitale Verwachsung entstanden. Obwohl nur kleine Oberflächenteile verwachsen, ist die nachträgliche Verwachsung so fest, daß das Staubblatt eher zerreißt, als daß es sich vom Narbenkopf abtrennen läßt.

Die postgenitale Verwachsung bei den Cynanchoideen verbindet jedes der fünf Staubblätter im Antherenabschnitt in U-förmiger Verwachsungslinie mit dem Narbenkopf und die Staubblätter eine kurze Strecke an der Filamentbasis miteinander. Im Gegensatz zu den Apocynaceen, bei denen die Verbindung von Narbenkopf und Staubblättern in gewissem Sinn willkürlich ist — die Abbildungen von *Nerium oleander* (Abb. 7, *b*—*d*) zeigen den Zusammenhang durch starke, von beiden Seiten ausgehende, struppige Haarsträhne, die sich ineinander verfilzen und durch Absonderung einer klebrigen, sich mit Sudan III rot färbenden Masse verkleben —, ist sie bei den Asclepiadaceen an genau umgrenzte Stellen gebunden. Das Gynostegium von *Periploca graeca* (Abb. 7, *f*—*h*) ist einfacher als das der Cynanchoideen ausgebildet und entsteht durch Kutikularverklebung von Andrözeum und Gynözeum.

Bei den Cynanchoideen, für die *Asclepias syriaca* als Beispiel dienen möge, entwickelt jedes Staubblatt mit zunehmender Größe (auf dem Querschnitt gesehen) beiderseits drei leistenförmige Vorwölbungen. Die am weitesten peripher gelegene wächst im Antherenabschnitt zu einer nach außen ragenden Flügelleiste aus; die Flügelleisten je zweier benachbarter Karpelle bilden eine Leitschiene. Im Filamentteil springt die Lamelle nur hakenförmig vor. Die einander seitlich berührenden Haken verwachsen nie und bilden schließlich Kutikula zwischen sich aus. Die nächste Vorwölbung ist nur im Antherenteil vorhanden. Auch sie verwächst nicht mit der sie berührenden des Nachbarkarpells. Für die Verbindung mit dem Gynözeum wichtig ist die innerste Ausbuchtung, die senkrecht auf den Narbenkopf trifft und mit ihm verwächst. Die Querschnittserie der Abb. 7 (*n*, *o*, *p*) verdeutlicht das Gesagte. An der Übergangsstelle des Antherenabschnittes in den Filament-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

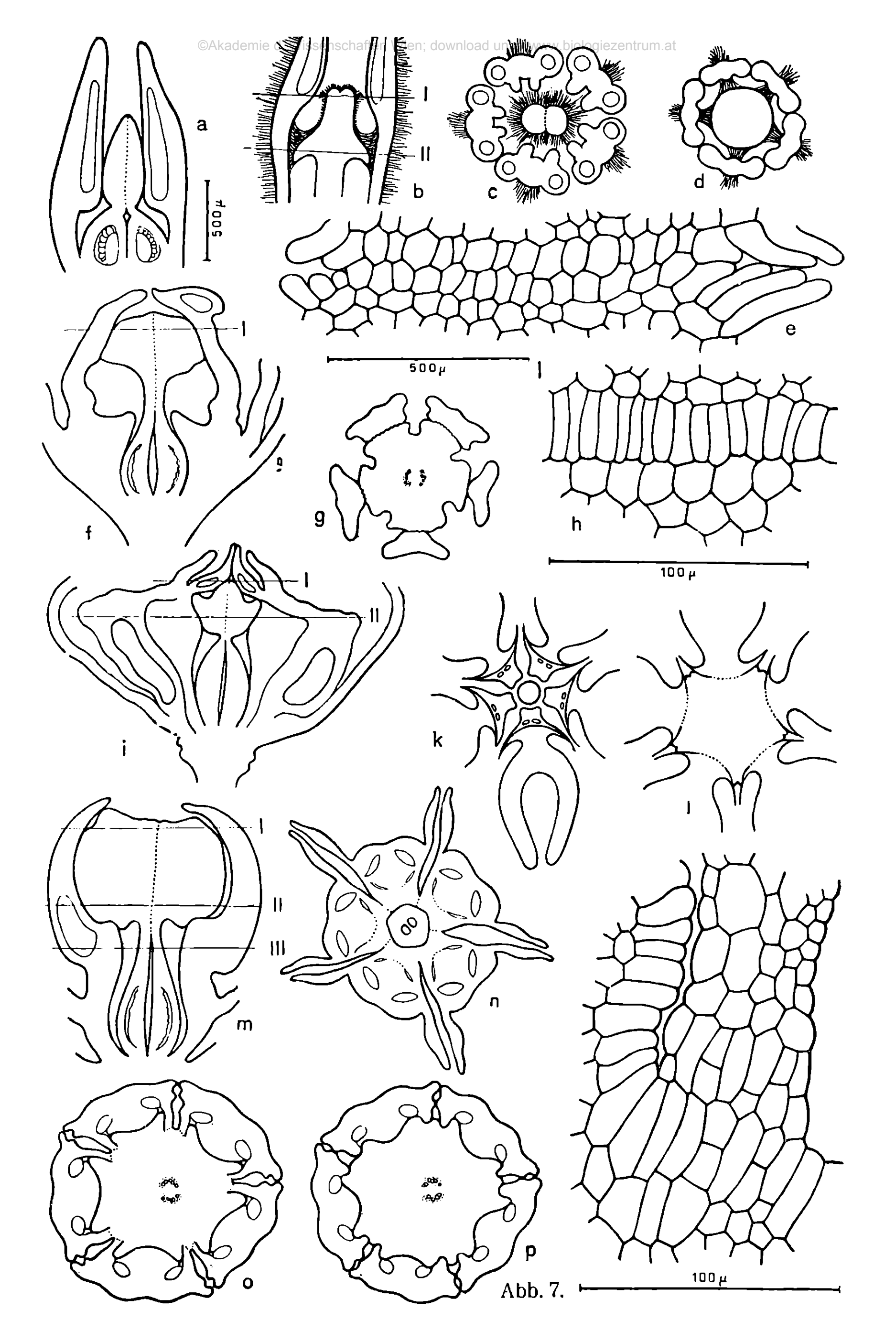


Abb. 7.

teil ist das Staubblatt knieförmig abgebogen. Wie der mediane Längsschnitt (Abb. 7, *m*) zeigt, drückt dieses Knie gegen eine entsprechende Einwölbung des Narbenkopfes. Diese horizontale Zone, die jeweils zwei vertikale Verwachsungslinien verbindet, verwächst ebenfalls nachträglich. Der Aufbau des Gynostegiums von *Hoya carnosa* (Abb. 7, *i—l*) ist prinzipiell derselbe, die kompliziertere Form ist bedingt durch die Abplattung des ganzen Körpers, die große Nebenkrone und die Größenverschiebung von Filament- und Antherenabschnitt der Staubblätter. Seitlich verwachsen die Filamente erst relativ spät, es können daher nur wenige Teilungen ablaufen, und die Naht bleibt sichtbar. *Cynanchum vincetoxicum* hat diese Nähte besonders schön ausgebildet.

Nach der Blütezeit werden mit der Korolle Narbenkopf und Andrözeum, verwachsen oder nicht, abgeworfen. Die Ablösung verursacht ein Trennungsgewebe an der Grenze der fertilen apokarpen und der sterilen synkarpen Zone. Die zurückbleibenden fertilen Karpellabschnitte sind völlig apokarp.

Vergleichend läßt sich über das Verhalten des Gynostegiums bei Apocynaceen und Asclepiadaceen folgendes sagen: Auch im Bau des Gynostegiums drückt sich die stärkere Ableitung der Asclepiadaceen den Apocynaceen gegenüber aus. Die Verwachsung der beiden Karpelle erfolgt bei den Apocynaceen absolut und relativ später. Der Zeitraum, der für den Verwachsungsvorgang zur Verfügung steht, ist in beiden Fällen groß genug, um die Entwicklung eines einheitlichen Gewebes zu ermöglichen.

Abb. 7. Gynostegien verschiedener Ausbildung. *a—e Nerium oleander*; *a* Längsschnitt durch ein junges Gynostegium, die beiden Karpelle sind schon verwachsen, die Staubblätter noch frei; *b* Längsschnitt durch die Verbindungsstelle von Narbenkopf und Staubblättern zur Blütezeit, *c* und *d* Querschnitte durch sie in den Schnittebenen I und II; *e* zeigt die Verwachsungsnaht der Karpelle im Stadium der Fig. *a*. *f—h Periploca graeca*; *f* Medianschnitt durch das Gynostegium der Blüte, das linke Staubblatt ist median getroffen, die Karpelle sind nicht mit der Achse, in die sie eingesenkt sind, verwachsen; *g* Querschnitt durch die Schnittebene I in *f*; *h* Kutikularnaht zwischen Narbenkopf und Staubblatt, die Epidermiszellen des ersteren sind langgestreckt. *i—l Hoya carnosa*; *i* Längsschnitt durch das Gynostegium; *k* und *l* Querschnitt in den Schnittebenen I und II in *i*; in *k* nur einer der 5 Corona-Lappen gezeichnet. *m—l Asclepias syriaca*; *m* Längsschnitt durch das Gynostegium einer Blüte, die beiden Karpelle und das rechte Staubblatt sind median getroffen; *n, o, p* Querschnitte in den Schnittebenen III, II, I in *m*; *r* Verwachsungsnaht zwischen der innersten Gewebslamelle des Staubblattes und dem Narbenkopf. Die postgenitalen Verwachsungsnähte sind, wenn eingezeichnet, punktiert gezeichnet. *a, e, h* und *r* mit eigenem Maßstab, *b—d* 9fach, *f, g, i—p* 6fach vergrößert.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Neben *Vinca minor, Nerium oleander, Periploca graeca* und *Asclepias syriaca,* die als Vertreter der vier Unterfamilien hauptsächlich verwendet wurden, habe ich *Asclepias curassavica, A. Sullivantii, Cynanchum vincetoxicum, C. adriaticum, C. fuscatum, Gomphocarpus fruticosus, Hoya carnosa, H. bella, Stapelia maculosa, S. variegata* und *Vinca maior* lebend untersucht. 22 weitere Arten, die nach dem Aufkochen des Herbarmaterials ein Erkennen der Art des Zusammenhanges von Narbenkopf und Staubblättern erlaubten, stimmten mit dem oben Gesagten überein. Soweit eine Beurteilung nach der Beobachtung der wenigen untersuchten Arten überhaupt möglich ist, kann man durch die Untersuchung der Gynostegienbildung und der postgenitalen Verwachsung über die Zugehörigkeit einer Pflanze zu einer der vier Unterfamilien Klarheit erhalten.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß in einigen Literaturangaben (Eichler, Troll 1928) von einer Verwachsung der Griffel der apokarpen Karpelle bei manchen *Rosa*-Arten gesprochen wird. Es ist dies, wie Eichler sagt, eines der seltenen Beispiele nachträglicher Verwachsung ursprünglich freier Teile. Ich habe 37 *Rosa*-Arten — darunter auch die namentlich angeführte *Rosa arvensis* — lebend untersucht und in keinem Fall Verwachsung, in einem einzigen Fall (*Rosa davurica*) Kutikularverzahnung feststellen können. Tatsache ist, daß an der Stelle, an der sich das Receptaculum verengt, die Griffel stets eng gegeneinandergepreßt werden, ihre meist reichlichen Haare sich ineinander verfilzen und dadurch ein Zusammenhang hervorgerufen wird, der jedoch mit Verwachsung nichts zu tun hat.

Zusammenfassung.

Neben den synkarpen Fruchtknoten, die sich allein durch Streckung eines kongenital verwachsenen Gynözeumabschnittes bilden, gibt es synkarpe Gynözeen, die nur an ihrer Basis kongenital verwachsen sind, ihre eigentliche synkarpe Zone aber durch postgenitale Verwachsung der voneinander frei in die Länge wachsenden Karpellränder bilden. An *Iris pumila, Sisyrinchium angustifolium, Canna indica, Bergenia media, Amelanchier spicata* und *Chaenomeles japonica* werden die einzelnen Tatsachen näher beschrieben. Mit dem gleichen Ergebnis wurden 35 weitere Arten untersucht. *Cotoneaster melanocarpa* und 4 weitere Pomoideen haben pseudocoenokarpe Fruchtknoten.

Im unterständigen Bromeliaceen-Gynözeum verwachsen die Epidermiszellen je zweier aneinandergrenzender Karpelle postgenital nur partiell miteinander. Die unverwachsenen Zelloberflächen in den Verwachsungsnähten verhalten sich wie die freien Zelloberflächen der Fruchtknotenaußenseite, d. h. sie werden verdickt und sondern Kutikula ab.

Sowohl das oberständige als auch das unterständige Gynözeum der Bromeliaceen ist echt coenokarp. Beim ersteren sind an dem Zustandekommen der Coenokarpie nur die Karpelle, beim 2. neben diesen die Achse beteiligt. Während die Verbindung mit der Achse kongenital vor sich geht, beruht die Verbindung der Karpelle untereinander auf postgenitaler Verwachsung. Die postgenitale Verwachsung beginnt verhältnismäßig spät, das Endstadium der Verwachsung ist daher primitiv. Ein zweiter Fall partieller postgenitaler Verwachsung wurde zwischen den Staubblattbündeln von *Cucurbita pepo* beobachtet.

Der Narbenkopf des Gynözeums der Apocynaceen und Asclepiadaceen entsteht durch postgenitale Verwachsung der sterilen Karpellenden in einem sehr frühen Entwicklungsstadium. Die Verwachsung beginnt so früh, daß sie alle Verwachsungsstadien durchlaufen und einen gänzlich einheitlichen Körper bilden kann. Unter Anwendung derselben Mittel, wie sie bei postgenitaler Verwachsung der Gewebe ein und desselben Karpells verwendet werden, nämlich Aneinanderpressen, Verzahnung und periklinale Teilungen der Epidermiszellen ist die postgenitale Verwachsung auch imstande, verschiedene Organe einer Blüte, und zwar sowohl verschiedene Glieder eines Blattkreises als auch verschiedene Blattkreise, miteinander zu verbinden.

Die Auffassung der postgenitalen Verwachsung als ein Wachstumsvorgang der Epidermiszellen vor Ausbildung einer mit gewöhnlichen Methoden nachweisbaren Kutikula wird durch die mitgeteilten Untersuchungen unterstützt.

Literatur.

Baum, H., Über die postgenitale Verwachsung in Karpellen. Österr. Botan. Zeitschrift 95, 1948.

Corry, Th. H., On the Structure and Development of the Gynostegium and the Mode of Fertilization in *Asclepias Cornuti*. Transactions of the Linn. Soc. London, Sec. Ser., Vol. II, 1881—1887.

Eichler, W., Blütendiagramme. 2. Band, Leipzig 1878, S. 501.

Demeter, K., Vergleichende Asclepiadaceen-Studien. Flora 115, 1922.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Goebel, K., Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., 3/2, Jena 1933.
Grassmann, P., Die Septaldrüsen. Flora 67, 1884.
Leinfellner, W., Über den unterständigen Fruchtknoten und einige Bemerkungen über den Bauplan des verwachsenblättrigen Gynäzeums an sich. Botan. Archiv 42, 1941.
Payer, J., Traité d'Organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
Troll, W., Zur Auffassung des parakarpen und coenokarpen Gynäzeums überhaupt. Planta 6, 1928.
— Beiträge zur Morphologie des Gynäzeums. I. Über das Gynäzeum der Hydrocharitaceae. Planta 14, 1931.
